工作记忆的神经振荡调控：基于神经振荡夹带现象

王鑫麟　邱晓悦　翁旭初　杨平

（华南师范大学脑科学与康复医学研究院；广东省心理健康与认知科学重点实验室；心理应用研究中心；脑认知与教育科学教育部重点实验室，广州 510631）

摘 要： 工作记忆的神经振荡机制研究是当前记忆领域的研究热点之一。那么，神经振荡仅仅是工作记忆过程的伴随现象，还是直接参与并调控了工作记忆的加工过程？已有研究发现，大脑内部的神经振荡活动在外界节律性刺激的驱动下，逐步与外界刺激节律相位同步化，这一现象被称为“神经振荡夹带”。重复经颅磁刺激(repetitive Transcranial Magnetic Stimulation, rTMS)和经颅交流电刺激(transcranial Alternating Current Stimulation, tACS)干预研究基于此现象，对大脑局部脑区施加节律性磁、电刺激，进而调控工作记忆过程中特定频段的神经振荡活动、跨频段的神经振荡耦合或跨脑区的神经振荡相位同步，为神经振荡参与工作记忆加工提供较为直接的因果证据。未来研究需考虑从脑网络的角度出发，调控多个脑区之间的神经振荡活动，进一步考察神经振荡对工作记忆的影响。此外还需注意探索和优化 rTMS/tACS 调控工作记忆的刺激方案，并辅以客观的脑电记录，提高该类研究的有效性和可重复性，最终达到提高工作记忆能力的目的。

关键词： 工作记忆，神经振荡夹带，重复经颅磁刺激，经颅交流电刺激

1 引言

工作记忆(working memory, WM)是大脑高级认知功能的核心组成部分，它将离散的信息进行暂时的存储和加工，对指导个体正在(或即将)发生的认知行为具有重要意义(Baddeley, 2010)。工作记忆的神经机制一直以来备受研究者的关注，其中有两个问题至关重要：工作记忆有哪些脑区参与；这些脑区在何时、以何种方式参与工作记忆过程。针对第一个问题，大量功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)研究已发现个体在进行工作记忆任务时会不同程度地引起背外侧前额叶皮层、顶叶和枕叶等区域的激活，进而建立起不同脑区激活与工作记忆之间的联系(Ambrose et al., 2016; Christophel et al., 2018; Ester et al., 2009, 2015; Gayet et al., 2017; Xu & Chun, 2006)。同时，非侵入式脑刺激技术(non-invasive brain stimulation, NIBS)：如经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS 和经颅直流电刺激(transcranial direct current stimulation，tDCS)，可通过对特定脑区施加一定强度和持续时间的磁、电刺激，暂时地干扰局部脑区的神经激活，进一步推断特定脑区的神经激活和工作记忆任务之间的因果关系(Arciniega et al., 2018; Berryhill et al., 2019; Röhner et al., 2018; Silvanto & Soto, 2012)。然而，由于 fMRI 独特的成像原理(任务诱发局部脑区神经激活)及时间分辨率的限制，该类研究更加强调脑区激活对于工作记忆过程的重要性，很难对工作记忆进程中特定脑区的神经活动以及多脑区之间神经活动同步性的动态变化过程进行检测，因而无法进一步探究第二个问题。

收稿日期：2020-12-10

* 广东省重点领域研发计划资助(2019B030335001)； 国家自然科学基金青年科学基金项目(32100847)；教育部人文社会科学研究一般项目(21YJC190019)

通讯作者：杨平, E-mail: yangp@m.scnu.edu.cn

与此同时，利用脑磁图(Magnetoencephalographic, MEG)和脑电图(electroencephalographic, EEG)开展的神经电生理学研究具有良好的时间分辨率，研究者可以通过研究工作记忆中的神经振荡现象来填补这一空白。大脑在执行工作记忆任务时需要大量神经元集群的参与，神经振荡反映了大脑神经元集群持续性的、有节律的活动，保证不同神经元集群之间能够进行高效率的信息交流(Bosman et al., 2012; Buzsáki et al., 2012)。神经振荡的频率由慢到快依次被分为 delta 振荡(0.5~4 Hz)、theta 振荡(4~8 Hz)、 alpha 振荡(8~12Hz)、beta 振荡(13~30 Hz)和 gamma 振荡。gamma 振荡又可分为低频(30~70 Hz)和高频(70~150 Hz)gamma 振荡。已有的大量 EEG 和 MEG 研究发现，大脑局部脑区的神经振荡活动、不同脑区间的神经振荡耦合(脑网络)均与工作记忆的加工过程密切相关(Bonnefond & Jensen, 2012; Honkanen et al., 2015; Roux & Uhlhaas, 2014)：如额叶皮层和特定视觉皮层的 gamma 振荡与工作记忆过程中客体特征信息的维持有关；左侧颞叶 theta-gamma 振荡的互频耦合反映了个体记忆视觉信息的精确度。这些研究一定程度上可以阐明不同脑区是何时以何种方式支持工作记忆加工的，但同时也引出了一个更为重要的问题：神经振荡仅仅是工作记忆加工的伴随现象，还是直接参与并调控了这一过程？

为回答上述这一问题，研究者可以通过调控局部脑区或不同脑区之间的神经振荡，干扰神经网络的局部节点，继而建立脑区-神经振荡-工作记忆行为之间的因果关系。近些年研究发现，对大脑神经振荡的调控可以通过 “神经振荡夹带(Entrainment of neural oscillation)”现象实现，它的原理是外界有节律的刺激与大脑特定区域相应节律的神经振荡相互作用直至同步化，进而调控大脑内部的神经振荡活动(Thut et al., 2011)。外界有节律的刺激包括：知觉刺激(如有节律的声音/图像)、节律性的非侵入性脑刺激(non-invasive brain stimulation, NIBS)。其中，有节律的知觉刺激可以驱使大脑特定脑区，尤其是感觉皮层产生特定节律的神经振荡(Garcia et al., 2017; Spaak et al., 2014)。相较于节律性的知觉刺激，节律性的 NIBS，如重复经颅磁刺激(repetitive transcranial magnetic stimulation, rTMS)和经颅交流电刺激(transcranial alternating current stimulation, tACS)两种技术，能够更针对性地诱导大脑特定区域和频段的神经振荡活动，因而被广泛应用于推断神经振荡在工作记忆中具体作用的研究(Reinhart & Nguyen, 2019; Vosskuhl et al., 2018)。

本文重点回顾了近年来节律性 NIBS 调控工作记忆神经振荡的相关研究。首先对节律性 NIBS 调制神经振荡的原理与方法进行介绍。然后，根据先前研究发现的不同频段神经振荡在工作记忆中的作用，系统梳理节律性 NIBS 调控神经振荡、进而影响工作记忆能力的研究进展，为回答神经振荡是否直接参与工作记忆加工这一问题提供因果证据，启发未来的研究方向。最后对节律性 NIBS 干预工作记忆研究的局限性和改进方案进行讨论。

2 对大脑神经振荡的调制：神经振荡夹带现象

2.1 神经振荡夹带的基本原理

神经振荡夹带的基本原理：外界的节律性刺激可引起大脑相应脑区同步的神经振荡活动，使大脑内部的神经振荡与外界节律性刺激产生相位锁定，实现大脑神经振荡与外界节律性刺激的同步化(Lakatos et al., 2019)。

在神经振荡夹带现象发生过程中，受刺激脑区的神经振荡活动主要有两方面的改变：一是大脑内源性神经振荡的相位与外界节律性刺激的相位愈发同步，二是由相位同步导致刺激部位特定频率的神经振荡幅值增加。根据 Hanslmayr 等人提供的模型(Hanslmayr et al., 2019)：起初，神经元集群处于基线状态(baseline)；节律性刺激呈现后，在外界节律性刺激的驱动下，神经元集群活动的频率相位逐步向外界节律性刺激的频率相位移动，进入节律同步化形成阶段(Build-up)；最后，大脑神经振荡与外界节律性刺激两者之间的相位差值为零，同步化程度最大(fully entrained)，同时神经振荡的幅值也达到最大。当节律性刺激移除后，神经元集群的同步化现象不会马上消失，而是会持续几个周期，产生夹带回波(entrainment echo)，随后慢慢地恢复到基线状态。

2.2 神经振荡夹带的实现方法

神经振荡夹带现象可以通过节律性的 NIBS 实现，主要包括 rTMS 和 tACS 两种技术。TMS 利用瞬变的高强度脉冲磁场穿过颅骨，诱导大脑皮层产生感应电流，从而刺激神经元活动，rTMS 可影响神经元集群相应节律的神经振荡活动(Vosskuhl et al., 2018)。针对 rTMS 的神经振荡夹带效应，具有代表性的一项研究是 Thut 等人(2011)进行的 TMS-EEG 实验。他们对被试大脑顶叶施加 10Hz 的 alpha-rTMS 刺激，并同步记录 EEG 信号(Thut et al., 2011)。结果发现，相比于控制条件，alpha-rTMS 能够显著诱导被刺激脑区产生同步的 alpha 节律神经振荡，且随着大脑内部 alpha 振荡相位与外界 alpha-rTMS 相位逐渐同步，被刺激脑区的 alpha 振荡幅值也逐渐增加。此外，该研究通过设置 rTMS 伪刺激条件(TMS 线圈抬起与头皮呈 45°角，避免直接的 TMS 磁场刺激)作为对照，控制了节律性 rTMS 的听觉噪声诱导大脑产生 alpha 频段神经振荡的可能。该研究为节律性 rTMS 刺激诱发大脑神经振荡夹带观点提供了有力证据，也为今后的 rTMS 实验设计和操作提供了极有价值的参考。

另一种节律性 NIBS 是 tACS，它通过在被试头部贴附电极，施加微弱的节律性交流电刺激，进而诱导神经元集群产生相同节律的神经振荡(Antal & Paulus, 2013)。tACS 诱导的神经振荡夹带现象较为直观的证据来源于 Helfrich 等人(2014)的同步 tACS-EEG 实验，研究者利用 10Hz 的 alpha-tACS 刺激被试大脑后顶枕皮层，结果发现，相对于伪 tACS 刺激，被刺激脑区 alpha 振荡的相位在 alpha-tACS 的驱动下逐渐与 tACS 刺激的相位趋于同步，alpha 振荡能量增加(Helfrich et al., 2014)。此后，关于 tACS 诱导产生的神经振荡夹带现象，也陆续在其他认知任务中得到证实(Chander et al., 2016; Voss et al., 2014; Witkowski et al., 2016)。

3 利用 NIBS 夹带神经振荡调节工作记忆的研究证据

基于“神经振荡夹带”这一现象，愈来愈多的研究者使用 NIBS 探究大脑神经振荡与工作记忆作用机制的具体问题。值得注意的是，这些研究中，仅有部分研究对节律性 NIBS 刺激诱导的神经振荡夹带效应进行了检测，详见表 1。下面将依据参与工作记忆神经振荡的频段(由慢到快)，对节律性 NIBS 夹带神经振荡调节工作记忆的研究证据进行详述。

表 1 节律性 NIBS 调控工作记忆研究证据汇总

研究	方法	刺激部位	刺激时间	刺激频率	实验范式	神经振荡夹带监测	神经振荡夹带结果
Beynel et al., 2019	rTMS	左侧 DLPFC	记忆编码之前/延迟期间 25 个脉冲/试次	5Hz	延迟匹配字母排序任务	无	无
Riddle et al., 2020	rTMS	左侧 DLPFC	工作记忆维持期 4 个脉冲/试次	5Hz	回溯线索工作记忆任务	无	无
Jaušovec et al., 2014	tACS	F3, P3 电极	15min （offline）	theta	数字广度测验; 空间工作记忆任务	无	无
Albouy et al., 2017	rTMS	左侧 IPS	工作记忆维持期 5 个脉冲/试次	5Hz	听觉工作记忆任务	EEG	IPS 的 theta 振荡能量增强；额顶脑区 theta 相位同步增强
Li et al., 2017	rTMS	顶上小叶	工作记忆维持期 15 个脉冲/试次	5Hz	Sternberg 任务	EEG	顶叶脑区 theta 振荡能量增强；额顶脑区 theta 相位同步增强
Polanía et al., 2012	tACS	F3, P3 电极	12.5-15.5min (online)	6Hz，35Hz 同相/反相	延迟字母识别任务	无	无
Alekseichuk et al., 2017	tACS	AF3, AF4, P3, P4 电极	17-19min (on line)	6Hz 同相/反相	视觉空间工作记忆任务	EEG	额顶脑区 theta 相位同步减弱
Reinhart & Nguyen, 2019	HD-tACS	左侧前额叶与颞叶	25min (online+offline)	8Hz（同相）	变化检测任务	EEG	额颞脑区 theta 相位同步增强
Sauseng et al., 2009	rTMS	P4 电极	工作记忆维持期 9 个脉冲/试次	10Hz	双侧视野变化探测任务	无	无
Borghini et al., 2018	tACS	双侧顶叶	20min (on line)	10Hz	回溯线索工作记忆任务	无	无
Emrich et al., 2017	rTMS	左侧 IPS	工作记忆维持期 10 个脉冲/试次	10Hz	延迟匹配任务	EEG	顶叶 alpha 振荡能量增强及其与工作记忆行为呈正相关
Riddle et al., 2020	rTMS	左侧 IPS	工作记忆维持期 4 个脉冲/试次	10Hz	回溯线索工作记忆任务	无	无
Hamidi et al., 2009	rTMS	左侧 SPL	30 个脉冲/试次	10Hz	延迟匹配任务	EEG	顶叶 alpha 振荡能量增强与工作记忆行为呈负相关

Hoy et al., 2015	tACS	F3 电极	20min (online+offline)	40Hz	n-back 任务	无	无
Tseng et al., 2016	tACS	CP1,T5 电极	20min (online+offline)	40Hz (反相)	变化检测任务	无	无
Vosskuhl et al., 2015	tACS	FCz, Pz 电极	18min (off line)	低于个体 theta 频率	数字广度测验	EEG	顶叶 theta 振荡能量增强
Bender et al., 2019; Wolinski et al., 2018	tACS	P4 电极	实验全程（on line)	4Hz	视觉空间工作记忆任务	无	无
Alekseichuk et al., 2016	tACS	左侧 PFC	10min (off line)	耦合节律 (theta 6Hz 的波峰/波谷分别与 gamma 40Hz、80Hz、100Hz、140Hz、200Hz 耦合)	视觉空间工作记忆任务	EEG	大脑全局 theta 相位网络的增强及其与工作记忆行为呈正相关

注：同相：两电极相位差为 0°；反相：两电极相位差为 180°；online：NIBS 刺激与被试的记忆任务同步进行；offline：被试接受 NIBS 刺激之后，再执行记忆任务。

3.1 夹带 theta 神经振荡调节工作记忆

3.1.1 额叶和顶叶脑区 theta 振荡在工作记忆中的作用

额叶 theta 神经振荡与大脑在工作记忆过程中对认知资源的需求和分配有关。最早由 Jensen 等人(2002)发现个体在对字母进行有序编码和维持过程中，额叶的 theta 振荡显著增强，且存在记忆负荷效应，因此研究者认为额叶的 theta 振荡与记忆资源的需求分配相关(Jensen & Tesche, 2002)。同样的，Griesmayr 等人(2010)发现，相比于简单记忆任务，当要求被试完成对记忆字母进行重新排序的任务时，被试在工作记忆维持期间 theta 振荡在额叶尤其是背外侧前额叶(dorsolateral prefrontal cortex, DLPFC)的活动更为明显(Griesmayr et al., 2010)。这些研究可能表明前额叶并非直接参与记忆信息的存储，而是更多地参与记忆信息的加工处理和认知资源的分配，进而完成对记忆信息的维持。Beynel 等人(2019)在延迟匹配字母排序任务中，利用 theta-rTMS 在记忆编码前或记忆维持期间刺激被试左侧背外侧前额叶皮层(dorsolateral prefrontal cortex, DLPFC)，相比于伪刺激条件，能够显著提高被试在高难度条件下的工作记忆准确率(Beynel et al., 2019)。此外，近期一项 rTMS 研究发现，在目标物和干扰物同时存在的工作记忆范式中，利用 theta-rTMS(相比于非节律性 rTMS)在工作记忆维持期间刺激左侧 DLPFC 能够显著提高右侧视野目标信息的工作记忆容量，说明额叶 theta 神经振荡能够调控大脑将更多的认知资源投入到目标信息的优先处理当中(Riddle et al., 2020)。另外，近年有研究者还发现额叶 theta 神经振荡与工作记忆提取阶段新颖刺激的识别相关(Liang et al., 2017)，但对此目前尚未有因果论证的研究，有待进一步探究。

顶叶 theta 神经振荡在工作记忆的信息存储和信息操纵中均扮演着重要角色，具体表现为工作记忆维持期间顶叶 theta 振荡幅值会随着记忆负荷和记忆任务需求的增加而增加(Palva & Palva, 2011; Sauseng et al., 2010)。如 Jaušovec 等人(2014)在工作记忆广度测试中利用 theta-tACS 分别刺激被试的左侧顶叶(P3 电极点)、右侧顶叶(P4 电极点)和左侧额叶(F3 电极点)，结果发现与伪刺激条件相比，刺激顶叶能够显著提高被试的工作记忆存储能力，且记忆存储能力的提高在刺激左侧顶叶时最为明显，然而刺激额叶时并未发现上述效应，该结果表明顶叶 theta 振荡在工作记忆存储和更新中发挥了重要作用(Jaušovec et al., 2014; Jaušovec & Jaušovec, 2014)。近来有研究者发现顶叶 theta 振荡与工作记忆过程中的信息操纵也有关。Albouy 等人(2017)发现，被试在执行对音符进行排序处理的听觉工作记忆任务时，与仅记忆音符的普通任务相比，在工作记忆维持期间利用 theta-rTMS(相对于非节律 rTMS)刺激左侧顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)能显著提高被试的记忆准确率，而且该研究同步记录的 EEG 信号显示，theta-rTMS 刺激不仅增强了 IPS 的 theta 振荡能量，也增强了左侧 IPS 与右侧 DLPFC 之间 theta 振荡的相位同步性，同时这种增强与听觉工作记忆行为准确率呈正相关(Albouy et al., 2017)，该研究结果明确了 IPS 的 theta 振荡与听觉工作记忆信息操纵之间的因果关系。

然而，有研究者认为顶叶 IPS 脑区的 theta 神经振荡并不直接参与工作记忆的信息操纵。Griffiths 和 Kumar (2017)认为 IPS 的 theta-rTMS 刺激增加了 DLPFC 和 IPS 之间 theta 振荡信号的同步性，促进额顶脑区的信息传递，加强了额叶对顶叶脑区的调控，进而才促进了工作记忆信息操纵的行为表现(Albouy et al., 2017; Griffiths & Kumar, 2017)。类似的，Li 等人(2017)在 Sternberg 记忆范式中，在工作记忆维持期使用 theta-rTMS 刺激被试顶上小叶(superior parietal lobe, SPL)，并记录 EEG 信号。结果发现，theta-rTMS 刺激同时增强了顶叶脑区 theta 振荡的能量和额顶脑区之间 theta 振荡的相位同步性，使工作记忆行为准确率得到显著提高(Li et al., 2017)。因此，调节额顶网络中任一脑区的神经振荡，都可能影响脑网络中其他脑区的神经振荡，故对该类研究结果的解释需谨慎，同时也体现了同步 EEG 记录的重要性，并启发研究者可从脑网络角度而非局部脑区变化去解释 NIBS 的干预结果。

3.1.2 额顶、额颞脑区 theta 振荡同步在工作记忆中的作用

除了单个脑区，在工作记忆过程中，不同脑区如何协调和整合记忆信息也受到研究者的广泛关注。以往研究发现，额顶、颞顶脑区之间的 theta 振荡相位同步可以整合多个脑区的信息，实现对工作记忆信息的加工和存储(Daume et al., 2017; Fell & Axmacher, 2011; Fries, 2015; Payne & Kounios, 2009)。例如，额顶皮层之间 theta 振荡相位的耦合强度与工作记忆负荷(Payne & Kounios, 2009)、记忆信息操纵的难度(Sauseng et al., 2005)有关，能够预测工作记忆容量(Kopp et al., 2006)。因此，除了对单一的额叶或顶叶皮层施加 theta 节律的 NIBS 干预外，大量研究利用 tACS 调节大脑功能网络中不同脑区之间 theta 振荡的相位同步

性，观察其对工作记忆能力的影响(Alekseichuk et al., 2017; Polanía et al., 2012; Tseng et al., 2018)。其中，Polanía 等人(2012)分别利用相位不同步(相位差为 180°)和相位同步(相位差为 0°)的 theta-tACS(6Hz)同时刺激被试前额叶(F3 电极点)与顶叶脑区(P3 电极点)，结果发现，相比于相位不同步的刺激，施加相位同步刺激的被试工作记忆行为反应时更短(Polanía et al., 2012)。同样的，Alekseichuk 等人(2017)在视觉空间工作记忆任务中，发现利用相位不同步的 theta-tACS 刺激额叶和顶叶皮层，会减弱额叶和顶叶脑区之间的 theta 相位连接，导致被试工作记忆能力(击中率-虚报率)下降和反应时增加(Alekseichuk et al., 2017)。

此外，针对真实世界物体的感知加工主要涉及腹侧视觉通路，如颞叶皮层。根据工作记忆自上而下的调控机制，颞叶脑区对于真实物体的加工和表征受到额叶的积极调控，而这种跨脑区的调控可通过额颞脑区之间 theta 振荡的相位同步实现(Daume et al., 2017; Fell & Axmacher, 2011)。近来一项针对老年人的 MEG 研究发现，与年轻被试相比，老年被试前额和颞叶脑区之间 theta 振荡的同步化程度较弱，研究者认为这可能是导致老年人工作记忆受损的重要原因。在此基础上，研究者利用高精度的 theta-tACS 同时刺激被试的额叶和颞叶皮层，并调控两脑区 theta-tACS 的相位差，分别为 0°(相位同步)和 180°(相位不同步)，结果发现只有 0°相位差的 theta-tACS 能够加强老年被试额颞脑区之间 theta 振荡的相位同步性，并提高工作记忆的行为表现(反应时，准确率)(Reinhart & Nguyen, 2019)，表明额颞网络的 theta 振荡相位同步在工作记忆跨脑区的信息传递中具有重要意义。

3.2 夹带 alpha 神经振荡调节工作记忆

顶枕皮层的 alpha 神经振荡与工作记忆中对干扰信息的抑制能力密切相关(Bonnefond & Jensen, 2012; Jensen et al., 2002; Klimesch et al., 2007; Rihs et al., 2007; Van Dijk et al., 2010)。如 Sauseng 等人(2009)利用双侧视野工作记忆范式，发现在工作记忆维持期间，大脑顶枕叶出现明显的 alpha 振荡偏侧化效应，与抑制干扰物相关的脑区 alpha 振荡能量升高，且随着干扰物数目的增加而增加(Sauseng et al., 2009)。为进一步探究 alpha 振荡对工作记忆干扰信息的抑制作用，他们利用 alpha-rTMS(10Hz)在工作记忆维持期刺激被试右侧顶叶(P4 电极)，结果发现，alpha-rTMS(相对于 15Hz-rTMS 刺激)刺激记忆项呈现视野的同侧脑区时(即抑制干扰物处理)，能够显著提高被试的工作记忆容量，相反，当 rTMS 刺激对侧脑区时(即抑制目标物处理)，则会降低被试的工作记忆容量，从而验证了工作记忆维持期间顶枕脑区 alpha 振荡的干扰抑制效应。此后，在老年人的认知研究中也得到类似的结果(Borghini et al., 2018; Grande et al., 2017)，例如，Borghini 等人(2018)根据前人研究推测与年龄相关的认知衰退(如工作记忆准确率下降)可能与抑制干扰信息能力的下降有关，研究采用有回溯线索和干扰信息的工作记忆任务，发现在老年被试的右侧顶叶(P4 电极)施加 alpha-tACS 刺激(相对于伪 tACS 刺激)能够显著提升老年被试的干扰抑制能力，提高记忆准确率(Borghini et al., 2018)。不过，上述研究对于刺激位置的选择主要基于脑电电极的 P4 位点，其覆盖的具

体脑区易受个体差异影响，因而未能建立具体脑区 alpha 振荡与工作记忆之间的因果联系。

由于以往研究发现 IPS 脑区在工作记忆存储中扮演着重要角色(These & Thus, 2004; Todd & Marois, 2005; Xu & Chun, 2006)，且在工作记忆维持期间 IPS 的 alpha 振荡活动伴随着负荷效应(Grimault et al., 2009)，较多研究者利用功能磁共振成像精确定位刺激靶点，探究 IPS 脑区 alpha 振荡在干扰抑制中的作用。例如，Emrich 等人(2017)在延迟匹配任务中，利用 10Hz 的 alpha-rTMS 在工作记忆维持期间刺激被试左侧 IPS 脑区，发现能够提高被试的工作记忆容量，不过这种情况仅存在于基线状态下(未接受 TMS 干预)工作记忆容量较低的被试中(Stephen et al., 2017)。另外，Riddle 等人(2020)对左侧 IPS 施加 alpha-rTMS 刺激(相对于非节律 rTMS)也显著提高了被试的干扰抑制能力，提升工作记忆容量，证明了 IPS 脑区的 alpha 神经振荡在干扰抑制中的频率特异性和脑区特异性(Riddle et al., 2020)。

3.3 夹带 gamma 振荡调节工作记忆

gamma 振荡(>30Hz)与视觉工作记忆中客体信息表征的维持有关(Milner, 1974)。Howard 等人(2003)通过颅内电信号记录的方式，发现在 Sternberg 任务中，被试枕叶、颞叶和额叶诱发了显著的 gamma 振荡活动，且随着记忆负荷的增加而增强(Howard et al., 2003)。来自头皮 EEG 和 MEG 的证据也表明，额叶脑区 gamma 振荡活动受记忆表征数目和复杂度的影响，呈现出记忆负荷效应，与工作记忆容量显著相关(Honkanen et al., 2015; Roux & Uhlhaas, 2014)。据此，有研究者利用 gamma-tACS 刺激被试左侧 DLPFC (F3 电极)发现在高记忆负荷条件下，被试的工作记忆表现显著提高(Hoy et al., 2015)。然而，Santarnecchi 等人(2015)采用同样的 gamma-tACS 刺激左侧额叶(F3 电极)，却并未发现其对工作记忆表现有显著影响(Santarnecchi et al., 2016)。Pahor 等人(2018)采用 gamma-tACS 刺激被试双侧额叶(F3 和 F4 电极)时，相较于伪刺激也未发现工作记忆表现的显著变化(Pahor & Jaušovec, 2018)。究其原因，一方面 tACS 干预效果容易受任务难度和个体差异的影响，而 Santarnecchi 等人没有调控工作记忆任务的难度，如记忆项数量；另一方面 Pahor 等人通过同步 EEG 信号发现 gamma-tACS 并未产生神经振荡夹带效应。此外，Tseng 等人利用相位差为 180°的 gamma-tACS 同时刺激左侧顶叶和颞叶，发现可以提高视觉工作记忆的辨别力。该结果在一定程度上表明了在工作记忆过程中颞叶和顶叶皮层之间通过 gamma 振荡进行信息交流，脑区之间的 gamma 振荡存在 180°的相位时滞(Tseng et al., 2016)，但这种现象仅在工作记忆能力较差的个体中显著。因此，在未来研究中，需注意调整工作记忆的任务难度、被试分组、提高 NIBS 干预靶点定位的精准性以及结合同步的 EEG 进行神经振荡监测。

3.4 夹带跨频率振荡耦合调节工作记忆

除了单一频段的神经振荡，不同频段神经振荡的相互耦合(Cross-frequency coupling,

CPC)也在工作记忆中发挥着重要作用(Siebenhühner et al., 2016)。低频率的神经振荡(theta、alpha、beta)常常与更高频率的神经振荡(gamma)同时出现，其中，高频的神经振荡反映了神经元集群对外界信息的编码和表征(Jensen et al., 2007)，低频的神经振荡反映了脑区间的信息传递(Daume et al., 2017)。因此，可以通过调控不同频段神经振荡的耦合验证其在工作记忆中的具体作用。

3.4.1 theta-gamma 振荡在工作记忆中的作用

大脑额顶叶皮层的 theta-gamma 耦合与工作记忆信息的编码和存储有关(Fuentemilla et al., 2010; Rutishauser et al., 2010; Sauseng et al., 2019)。根据 theta-gamma 耦合模型：个体 gamma 振荡的单个子周期代表单个记忆客体的神经表征，单个 theta 振荡周期可以内嵌多个 gamma 振荡子周期。因此，theta 振荡单个周期里波峰内嵌的 gamma 振荡子周期个数越多，则个体表征的客体数量越多(Lisman & Jensen, 2013)。那么，若通过神经振荡夹带的方法增加特定脑区 theta 振荡周期的长度，则内嵌的 gamma 振荡子周期个数增加，进而提高被试的记忆容量。近年的 tACS 研究结果也验证了以上假设(Bender et al., 2019; Vosskuhl et al., 2015; Wolinski et al., 2018)，研究者在空间工作记忆任务中，分别采用低频(4Hz)和高频(7Hz)的 theta-tACS 刺激大脑右侧 IPS，结果发现较低频率(4Hz)的 theta-tACS 能够显著提升被试的工作记忆容量。不过遗憾的是，这些研究并未提供同步 EEG 记录的证据。

此外，theta-gamma 耦合模型假设，当 gamma 子周期内嵌在 theta 单个周期的波峰(神经元激活状态)时，个体对客体信息的表征编码效率最高(Lisman & Jensen, 2013)。Alekseichuk 等人(2016)利用 tACS-EEG 结合的技术，在空间工作记忆任务中分别利用单节律 theta(6Hz)和 theta-gamma 复合节律(gamma 子周期分别嵌套在 theta 单个周期波峰、波谷)的 tACS 刺激左侧前额叶(prefrontal cortex, PFC)。结果发现，gamma 子周期嵌套在 theta 单个周期波峰的复合节律 tACS 刺激与单节律 theta-tACS 刺激均能够提高被试在工作记忆任务中的辨别力，但前者优于后者；而利用 gamma 振荡子周期嵌套在 theta 振荡单个周期波谷的复合节律 tACS 刺激左侧 PFC，则无此效应(Alekseichuk et al., 2016)。静息态 EEG 提供的证据也发现，相比于其它条件，左侧 PFC 在接受 gamma 振荡子周期嵌套在 theta 振荡单个周期波峰的复合节律 tACS 刺激后，PFC 与其它脑区之间 theta 振荡的相位同步性显著增强。但由于头皮 EEG 对于高频 gamma 活动的检测能力有限，复合节律的 tACS 在刺激部位是否成功地夹带诱导出相同模式的神经振荡，还无法被完全证实，未来可以考虑使用 MEG 等其它技术解决此类问题。不过，上述研究为 tACS 模拟大脑神经振荡的活动模式提供了新思路，也为利用复合频率的电刺激研究跨频耦合和认知功能之间的因果关系提供了新途径。

3.4.2 alpha-gamma 振荡在工作记忆中的作用

以往的研究证据显示，大脑后部顶枕脑区的 alpha-gamma 振荡耦合与外界信息处理门控有关，它负责抑制与任务无关的干扰物进入视觉编码和记忆存储(Bonnefond & Jensen,

2013, 2015; Jokisch & Jensen, 2007)。alpha-gamma 耦合模型认为，多个 gamma 振荡子周期内嵌于 alpha 振荡单个周期的波谷，alpha 振荡单个周期缩短，gamma 子周期数减少，工作记忆的表征受到抑制(Bonnefond & Jensen, 2013)。因此，alpha-gamma 耦合强度的增加也意味着大脑对干扰物抑制程度的增加。例如，Bonnefond 等人(2015)采用了 Sternberg 工作记忆任务，并在记忆维持期间设置了强/弱两种干扰物信息，结果发现在干扰物出现前，后顶枕部皮层会出现显著的 alpha-gamma 振荡耦合，且耦合程度随干扰物强度的增加而增强(Bonnefond & Jensen, 2015)。而当任务相关信息从感知编码进入到记忆系统中，进行进一步加工时，顶叶 alpha-gamma 振荡耦合则会减弱(Tzvi et al., 2018)。先前也有研究者发现，利用 10Hz 的 rTMS 在记忆维持阶段刺激顶上小叶后，被刺激脑区的 alpha 振荡能量和 alpha-gamma 耦合程度都增强了，且均与被试工作记忆行为表现的下降显著相关(Hamidi et al., 2009)。上述研究的一个启发在于采用 alpha 节律的 NIBS 干预，不仅能调控 alpha 频率的神经振荡，也能够引起 alpha-gamma 振荡耦合的变化。此外，有研究通过静息态 EEG 发现个体 alpha 振荡的峰值频率(Individual alpha-band frequency, IAF)并不相同(Klimesch et al., 2003)。因此，针对个体分别施加慢于、等于或快于 IAF 节律的 NIBS 干预，似乎也是一种调控 alpha-gamma 振荡耦合的尝试。

3.4.3 beta-gamma 振荡在工作记忆中的作用

beta-gamma 振荡耦合被认为是视觉信息在工作记忆中整合和维持的基础(Bullmore & Sporns, 2009; Siebenhühner et al., 2016)。在前额叶皮层，研究者采用皮层分层记录方法，发现深层(layers 5、6)神经元的 beta 振荡和浅层(layers 2、3)神经元的 gamma 振荡存在耦合(Bastos et al., 2018; Miller et al., 2018)。具体而言，在工作记忆编码与维持过程中，前额叶深层 beta 振荡与浅层 gamma 振荡之间的耦合会减弱，使得 gamma 振荡能量变强；而无需加工信息时 beta-gamma 耦合程度则增强，gamma 振荡能量逐渐被抑制(Miller et al., 2018)。同样地，Bastos 等人(2018)发现前额叶深层和浅层神经元 beta-gamma 振荡的耦合强度在工作记忆维持期有所降低，间接支持了以上观点(Miller et al., 2018)。然而，现阶段利用节律性 NIBS 调控单一脑区不同皮层深度的 beta-gamma 神经振荡的研究还不是很多，是未来值得探讨的一个研究方向。

针对于浅层皮层，尚未有研究发现与工作记忆任务相关的局部脑区或跨脑区的 beta-gamma 振荡耦合现象，也没有相应的 NIBS 干预研究，仍有待研究者进一步探明。若单纯考虑 beta 振荡，有研究者发现客体工作记忆中顶叶皮层(Lundqvist et al., 2011)和空间工作记忆中颞叶皮层(Proskovec et al., 2018)的 beta 振荡幅值会随着记忆负荷的增加而显著下降。此外，额叶皮层的 beta 振荡幅值在记忆编码阶段降低(Hanslmayr et al., 2011)，这些均体现了 beta 振荡的抑制功能。有研究者进一步在记忆编码阶段，对额下回施加 beta-rTMS，正如我们所预期的，beta-rTMS 显著抑制了记忆信息的编码，同时，同步测量的 EEG 信号显

示 rTMS 干预成功诱导了 beta 振荡的夹带效应，且 beta 振荡幅值增强最大的被试记忆表现最差(Hanslmayr et al., 2014)。在其他的一些类似研究中，研究者还发现在工作记忆维持期间，视觉皮层和额顶叶皮层会诱发持续性的 beta 振荡相位耦合(Bullmore & Sporns, 2009; Siebenhühner et al., 2016)，此外，IPS 与周围脑区之间的 beta 相位耦合强度会随着记忆负荷的增加而增加(Palva et al., 2010)。因此，未来的研究可以尝试调控特定脑区的 beta 振荡，探究其对工作记忆行为表现的影响，并进一步探索 beta-gamma 耦合是否可以通过单一 beta 节律的干预进行调控。

4 总结与展望

综上所述，节律性 NIBS 干预能够使被刺激脑区产生神经振荡夹带现象，影响被试记忆表现，进而为神经振荡活动的确参与调控了工作记忆的加工过程，提供了较为直接的因果论证。值得注意的是，相比于脑损伤研究，NIBS 所验证的因果关系存在着一定程度的变异性。在脑损伤研究中，特定脑区的损伤会使得个体的认知功能产生临时或永久的改变(Corrigan & Hammond, 2013)，研究者能够得到特定脑区和特定认知功能之间更为直接且确定的因果关系，因此该类研究的可重复性高。而在 NIBS 研究中，相同的 NIBS 刺激模式若应用到不同脑区、不同任务中，对工作记忆行为的影响也会有所不同(Jaušovec & Jaušovec, 2014; Pahor & Jaušovec, 2018)。因此未来研究应着重考量以下几个方面，以提高该类研究的有效性和可重复性。

4.1 rTMS 和 tACS 的比较

节律性的 rTMS 和 tACS 均能诱发被干预脑区相同频段的神经振荡活动，并通过同步测量 EEG 信号获得神经振荡夹带的证据(Witkowski et al., 2016)。然而，rTMS 和 tACS 技术各有所长，在实际应用过程中需要考虑它们的区别：第一，相比于 tACS，配有导航系统的 rTMS 具有较高的空间精度，主要体现在配有导航系统的 rTMS 设备可结合个体的大脑结构像实现被干预脑区的精准定位，而常规的无导航 rTMS 和 tACS 常基于 EEG 电极点位系统进行靶点定位。已有的研究表明，NIBS 基于 EEG 电极点位系统进行靶点定位时，干预效果不如基于个体结构像的靶点定位(Sack et al., 2008)；第二，相比于 tACS，rTMS 具有较高的时间精度。从以往研究中可知，节律性 rTMS 常对实验任务中某一特定阶段(如工作记忆维持期 500ms 时间窗)进行干预，探究认知过程中某一具体阶段的神经振荡机制，如顶叶 theta 振荡对工作记忆信息维持阶段的调控作用；而 tACS 则更多对实验前或实验全程进行干预，探究局部脑区神经振荡与认知功能的关系，干预时长一般为 20 分钟(Helfrich et al., 2014; Witkowski et al., 2016)；第三，相比于 rTMS，tACS 诱导刺激部位产生的神经振荡夹带效应更加集中在某一预设频率上。rTMS-EEG 同步的研究发现，特定节律的 rTMS 脉冲刺激不仅能够诱导刺激脑区产生特定频率的神经振荡活动，还会在其它频段产生脉冲伪迹(Thut et al., 2011)；而 tACS 由于正弦电流严格限制在一个频率上，除了预设刺激频率之外

不会引起大脑其他频段的神经振荡活动(Herrmann et al., 2013)，因此对于 rTMS 刺激引起的神经振荡夹带效应需谨慎甄别；第四，相比于 rTMS，tACS 对多个脑区间神经振荡相位同步性的调控更加灵活。节律性 rTMS 干预可以促进靶点脑区与其他脑区同频率神经振荡的相位同步，增强两个脑区之间的功能连接(Albouy et al., 2017)。然而，具备双阳极的 tACS 可以同时对两个脑区施加特定频段同相位或反相位的节律性电刺激，以增强或破坏两脑区之间的功能连接(Violante et al., 2017)。此外，tACS 还可以灵活施加自定义的 theta-gamma 复合节律，从而直接干预特定脑区的互频率耦合强度(Alekseichuk et al., 2016)；第五，相比于 rTMS，tACS 没有明显的触觉和噪声感受，这也是 tACS 更常用于儿童和老年人群体认知干预研究的原因之一(Antal et al., 2017)。最后，tACS 采用电流干预，无磁场激发，因此可以匹配 fMRI 同步进行干预-测量实验(Bächinger et al., 2017)。

4.2 神经振荡调控优化策略

实验任务选择。NIBS 调节大脑神经振荡的研究通常是在某一具体实验任务中，这使得研究结果具有较强的任务依赖性，如节律性材料(图片或声音)的呈现会诱导大脑特定脑区产生相同频段的神经振荡，因此在选择实验任务时需考虑并排除任务本身对大脑内部神经振荡的影响。值得注意的是，NIBS 与实验任务之间的交互作用也会对实验结果产生影响，已有研究发现 rTMS 对任务表现的干扰效应在高难度任务中更加显著，而对简单任务的行为结果影响不大(Barr et al., 2013)，类似的发现也存在于电刺激实验中(Hoy et al., 2015; Violante et al., 2017)。因此，在设计实验时需要有效控制任务难度、设置对照组等。

关注被试个体差异。首先，需考虑个体静息态或任务态 EEG 神经振荡的峰值频率，如个体 alpha 振荡的峰值频率一般在 8-12Hz 区间内变化。因此，在实验前若基于个体静息态或任务态 EEG 神经振荡的峰值频率定义 NIBS 干预频率，将有助于提升神经振荡的调控效果(Klimesch et al., 2003)。其次，在干预前，靶点脑区的活动状态也会影响 NIBS 干预效果。如研究者基于 fMRI 发现 DLPFC 激活高的被试在 rTMS 干预后行为改变显著，而 DLPFC 激活低的被试则不受 rTMS 的影响(Sligte et al., 2011)。而且，任务相关脑区的激活位点也存在个体差异，因此基于个体 fMRI 激活的脑区进行靶点定位能有效提升 NIBS 干预效果(Sack et al., 2008)。此外，在个体认知能力方面，有研究发现 NIBS 干预能够提高低工作记忆容量被试的工作记忆表现，而对于高记忆容量组被试的影响则不显著(Hsu et al., 2014)。最后，NIBS 的神经振荡夹带效果也存在个体差异，如 Hamidi 等人(2009)从群体水平并未发现 alpha 振荡的神经振荡夹带效应，而从个体水平上发现 alpha 神经振荡夹带效应越强的被试其工作记忆行为表现越差(Hamidi et al., 2009)，因此对于该类研究结果需谨慎分析和解释。

严格设计刺激方案。NIBS 在刺激靶点的选择方式、刺激强度、持续时间、线圈形状、线圈方向等方面的变化均可影响刺激效果。目前，感兴趣脑区的定位方式共有四种，按有效性从高到低依次排序为：基于 fMRI 个体激活脑区、基于 fMRI 组分析激活脑区、基于个体结构像 MRI 和基于 EEG 电极 10-20 系统点位(Sack et al., 2008)，在实际应用中，可依据

实验条件选择最优方式。此外，使用 theta 脉冲(theta burst stimulation, TBS)刺激被试运动皮层，若延长刺激的持续时间(较对照组增加一倍)，会使本来对皮层兴奋性具有抑制作用的连续性 TBS(cTBS)和对皮层兴奋性具有促进作用的间歇性 TBS(iTBS)产生与预期结果相反的皮层兴奋性改变(Gamboa et al., 2010)。也有研究者发现，TMS 线圈手柄方向平行于目标脑回时，rTMS 刺激效果最好(Thut et al., 2011)。而且，由于 NIBS 对大脑皮层兴奋性的影响在个体之间存在差异，因此在设置刺激模式时需考虑被试特异性，如在干预前测量被试的运动阈值等。

对照组设置和同步 EEG 监测。针对 NIBS 干预的频率特异性，实验除了设计感兴趣频率的 NIBS 干预外，应考虑增加其他频率或非节律的 NIBS 干预作为对照。此外，要提高 NIBS 干预效果，还需考虑干预前、中和后不同阶段同步 EEG 信号的采集和监控。实验前的静息态/任务态 EEG 测量可以提取个体化神经振荡信息，指导 NIBS 干预的频率设置；实验中和实验后 EEG 测量，一方面可为节律性 NIBS 干预提供神经振荡夹带的证据，另一方面也能探究全脑神经网络的变化，通过建立 NIBS 干预引发神经振荡活动或神经振荡网络变化与行为表现变化的相关关系，为神经振荡参与并调控认知行为提供进一步的因果论证值得注意的是，个体的大脑活动始终处于动态变化的状态，那么如何让 NIBS 根据大脑状态的实时变化，相应地调整刺激方案，对特定神经活动实现准确、有效的调节，今后还需对 NIBS 与脑电、脑机接口技术的融合进行优化，开展相关研究。

最后，除了提高神经振荡调控的效率，针对工作记忆问题的研究，当前研究多以局部脑区为刺激靶点进行研究，但是对于研究结果的解释不一，如利用 tACS 刺激记忆网络中的特定节点可改善工作记忆能力，这背后的机制是由于该节点的特异性激活，或是所施加的电流传播到与该节点直接相连的其他脑区，引起其他脑区激活，研究者很难给出定论。随着越来越多的理论把记忆涉及的脑区看作是一个网络，而不是一个个独立的记忆“中心”(Watrous et al., 2013; Winocur & Moscovitch, 2011)，要实现对记忆能力的有效调节，应该考虑从脑网络的角度促进多个大脑“节点”之间的相互作用，而不是简单的局部刺激。此外，针对节律性 NIBS 如何与大脑内源的神经振荡相互作用产生夹带效应这一问题，目前研究主要是基于简单的计算模型和对神经元活动的间接测量进行推论，关于 NIBS 如何影响大脑神经元活动这一关键问题仍待解决。因此，若要更好地理解夹带效应对大脑神经元的影响，未来有必要结合单细胞记录、电刺激或建立神经计算模型等多种方式进行更多的研究。

参考文献

Albouy, P., Weiss, A., Baillet, S. & Zatorre, R. J. (2017). Selective Entrainment of Theta Oscillations in the Dorsal Stream Causally Enhances Auditory Working Memory Performance. *Neuron*, *94*(1), 193-206.e5. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.03.015

Alekseichuk, I., Pabel, S. C., Antal, A. & Paulus, W. (2017). Intrahemispheric theta rhythm

desynchronization impairs working memory. *Restorative Neurology and Neuroscience*, *35*(2), 147–158. https://doi.org/10.3233/RNN-160714

Alekseichuk, I., Turi, Z., Amador de Lara, G., Antal, A. & Paulus, W. (2016). Spatial Working Memory in Humans Depends on Theta and High Gamma Synchronization in the Prefrontal Cortex. *Current Biology*, *26*(12), 1513–1521. https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.035

Ambrose, J. P., Wijeakumar, S., Buss, A. T. & Spencer, J. P. (2016). Feature-based change detection reveals inconsistent individual differences in visual working memory capacity. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *10*(4), 1–10. https://doi.org/10.3389/fnsys.2016.00033

Antal, A., Alekseichuk, I., Bikson, M., Brockmöller, J., Brunoni, A. R., Chen, R., Cohen, L. G., Dowthwaite, G., Ellrich, J., Flöel, A., Fregni, F., George, M. S., Hamilton, R., Haueisen, J., Herrmann, C. S., Hummel, F. C., Lefaucheur, J. P., Liebetanz, D., Loo, C. K., … Paulus, W. (2017). Low intensity transcranial electric stimulation: Safety, ethical, legal regulatory and application guidelines. *Clinical Neurophysiology*, *128*(9), 1774–1809. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.06.001

Antal, Andrea & Paulus, W. (2013). Transcranial alternating current stimulation (tACS). *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*(6), 1–4. https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00317

Arciniega, H., Gözenman, F., Jones, K. T., Stephens, J. A. & Berryhill, M. E. (2018). Frontoparietal tDCS benefits visual working memory in older adults with Low working memory capacity. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *10*(2), 1–12. https://doi.org/10.3389/fnagi.2018.00057

Bächinger, M., Zerbi, V., Moisa, M., Polania, R., Liu, Q., Mantini, D., Ruff, C. & Wenderoth, N. (2017). Concurrent tACS-fMRI reveals causal influence of power synchronized neural activity on resting state fMRI connectivity. *Journal of Neuroscience*, *37*(18), 4766–4777. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1756-16.2017

Baddeley, A. (2010). Working memory. *Current Biology*, *20*(4), 136–140. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.12.014

Barr, M. S., Farzan, F., Rajji, T. K., Voineskos, A. N., Blumberger, D. M., Arenovich, T., Fitzgerald, P. B. & Daskalakis, Z. J. (2013). Can repetitive magnetic stimulation improve cognition in schizophrenia? Pilot data from a randomized controlled trial. *Biological Psychiatry*, *73*(6), 510–517. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2012.08.020

Bastos, A. M., Loonis, R., Kornblith, S., Lundqvist, M. & Miller, E. K. (2018). Laminar recordings in frontal cortex suggest distinct layers for maintenance and control of working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(5), 1117–1122. https://doi.org/10.1073/pnas.1710323115

Bender, M., Romei, V. & Sauseng, P. (2019). Slow Theta tACS of the Right Parietal Cortex Enhances Contralateral Visual Working Memory Capacity. *Brain Topography*, *32*(3), 477–481. https://doi.org/10.1007/s10548-019-00702-2

Berryhill, M., Arciniega, H., Jones, K., Stephens, J. & Gozenman, F. (2019). Who, what, where and how much: tDCS and training effects on working memory. *Brain Stimulation*, *12*(2), 460. https://doi.org/10.1016/j.brs.2018.12.496

Beynel, L., Davis, S., Crowell, C., Hilbig, S., Palmer, H., Brito, A., Hile, C., Lim, W., Nguyen, D., Dannhauer, M., Peterchev, A., Cabeza, R., Lisanby, H., Luber, B. & Appelbaum, L. (2019). Site-specifics effects of online repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS) on working memory (WM). *Brain Stimulation*, *12*(2), 564. https://doi.org/10.1016/j.brs.2018.12.867

Bonnefond, M. & Jensen, O. (2012). Alpha oscillations serve to protect working memory maintenance against anticipated distracters. *Current Biology*, *22*(20), 1969–1974. https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.029

Bonnefond, M. & Jensen, O. (2013). The role of gamma and alpha oscillations for blocking out distraction. *Communicative and Integrative Biology*, *6*(1), 20–22. https://doi.org/10.4161/cib.22702

Bonnefond, M. & Jensen, O. (2015). Gamma activity coupled to alpha phase as a mechanism for top-down controlled gating. *PLoS ONE*, *10*(6), 1–11. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128667

Borghini, G., Candini, M., Filannino, C., Hussain, M., Walsh, V., Romei, V., Zokaei, N. & Cappelletti, M. (2018). Alpha oscillations are causally linked to inhibitory abilities in ageing. *Journal of Neuroscience*, *38*(18), 4418–4429. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1285-17.2018

Bosman, C. A., Schoffelen, J. M., Brunet, N., Oostenveld, R., Bastos, A. M., Womelsdorf, T., Rubehn, B., Stieglitz, T., De Weerd, P. & Fries, P. (2012). Attentional Stimulus Selection through Selective Synchronization between Monkey Visual Areas. *Neuron*, *75*(5), 875–888. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.06.037

Bullmore, E. & Sporns, O. (2009). Complex brain networks: Graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews Neuroscience*, *10*(3), 186–198.

https://doi.org/10.1038/nrn2575
Buzsáki, G., Anastassiou, C. A. & Koch, C. (2012). The origin of extracellular fields and currents-EEG, ECoG, LFP and spikes. *Nature Reviews Neuroscience*, *13*(6), 407–420. https://doi.org/10.1038/nrn3241
Chander, B. S., Witkowski, M., Braun, C., Robinson, S. E., Born, J., Cohen, L. G., Birbaumer, N. & Soekadar, S. R. (2016). tACS phase locking of frontal midline theta oscillations disrupts working memory performance. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, *10*(5), 1–10. https://doi.org/10.3389/fncel.2016.00120
Christophel, T. B., Iamshchinina, P., Yan, C., Allefeld, C. & Haynes, J. D. (2018). Cortical specialization for attended versus unattended working memory. *Nature Neuroscience*, *21*(4), 494–496. https://doi.org/10.1038/s41593-018-0094-4
Corrigan, J. D. & Hammond, F. M. (2013). Traumatic brain injury as a chronic health condition. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *94*(6), 1199–1201. https://doi.org/10.1016/j.apmr.2013.01.023
Daume, J., Gruber, T., Engel, A. K. & Friese, U. (2017). Phase-amplitude coupling and long-range phase synchronization reveal frontotemporal interactions during visual working memory. *Journal of Neuroscience*, *37*(2), 313–322. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2130-16.2016
Ester, E. F., Serences, J. T. & Awh, E. (2009). Spatially global representations in human primary visual cortex during working memory maintenance. *Journal of Neuroscience*, *29*(48), 15258–15265. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4388-09.2009
Ester, E. F., Sprague, T. C. & Serences, J. T. (2015). Parietal and Frontal Cortex Encode Stimulus-Specific Mnemonic Representations during Visual Working Memory. *Neuron*, *87*(4), 893–905. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.07.013
Fell, J. & Axmacher, N. (2011). The role of phase synchronization in memory processes. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(2), 105–118. https://doi.org/10.1038/nrn2979
Fries, P. (2015). Rhythms for Cognition: Communication through Coherence. *Neuron*, *88*(1), 220–235. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.034
Fuentemilla, L., Penny, W. D., Cashdollar, N., Bunzeck, N. & Düzel, E. (2010). Theta-Coupled Periodic Replay in Working Memory. *Current Biology*, *20*(7), 606–612. https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.01.057
Gamboa, O. L., Antal, A., Moliadze, V. & Paulus, W. (2010). Simply longer is not better: Reversal of theta burst after-effect with prolonged stimulation. *Experimental Brain Research*, *204*(2), 181–187. https://doi.org/10.1007/s00221-010-2293-4
Garcia, M., Miguel, A. & José, A. S. (2017). Binaural auditory beats affect long-term memory. *Psychological Research*, *83*(1), 1124–1136. https://doi.org/10.1007/s00426-017-0959-2
Gayet, S., Guggenmos, M., Christophel, T. B., Haynes, J. D., Paffen, C. L. E., Van Der Stigchel, S. & Sterzer, P. (2017). Visual working memory enhances the neural response to matching visual input. *Journal of Neuroscience*, *37*(28), 6638–6647. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3418-16.2017
Grande, G., Golemme, M., Tatti, E., Chiesa, S., Velzen, J. Van, Bernardi Luft, C. Di & Cappelletti, M. (2017). P127 A combined EEG and alpha tACS study on visual working memory in healthy ageing. *Clinical Neurophysiology*, *128*(3), e77–e78. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2016.10.248
Griesmayr, B., Gruber, W. R., Klimesch, W. & Sauseng, P. (2010). Human frontal midline theta and its synchronization to gamma during a verbal delayed match to sample task. *Neurobiology of Learning and Memory*, *93*(2), 208–215. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2009.09.013
Griffiths, T. D. & Kumar, S. (2017). Driving Working Memory. *Neuron*, *94*(1), 5–6. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.03.031
Grimault, S., Robitaille, N., Grova, C., Lina, J. M., Dubarry, A. S. & Jolicoeur, P. (2009). Oscillatory activity in parietal and dorsolateral prefrontal cortex during retention in visual short-term memory: Additive effects of spatial attention and memory load. *Human Brain Mapping*, *30*(10), 3378–3392. https://doi.org/10.1002/hbm.20759
Hamidi, M., Slagter, H. A., Tononi, G. & Postle, B. R. (2009). Repetitive transcranial magnetic stimulation affects behavior by biasing endogenous cortical oscillations. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *3*(6), 1–12. https://doi.org/10.3389/neuro.07.014.2009
Hanslmayr, S., Axmacher, N. & Inman, C. S. (2019). Modulating Human Memory via Entrainment of Brain Oscillations. *Trends in Neurosciences*, *42*(7), 485–499. https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.04.004
Hanslmayr, S., Matuschek, J. & Fellner, M. C. (2014). Entrainment of prefrontal beta oscillations induces an endogenous echo and impairs memory formation. *Current Biology*, *24*(8), 904–909. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.007

Hanslmayr, S., Volberg, G., Wimber, M., Raabe, M., Greenlee, M. W. & Bäuml, K. H. T. (2011). The relationship between brain oscillations and BOLD signal during memory formation: A combined EEG-fMRI study. *Journal of Neuroscience*, *31*(44), 15674–15680. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3140-11.2011

Helfrich, R. F., Schneider, T. R., Rach, S., Trautmann-Lengsfeld, S. A., Engel, A. K. & Herrmann, C. S. (2014). Entrainment of brain oscillations by transcranial alternating current stimulation. *Current Biology*, *24*(3), 333–339. https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.041

Herrmann, C. S., Rach, S., Neuling, T. & Strüber, D. (2013). Transcranial alternating current stimulation: A review of the underlying mechanisms and modulation of cognitive processes. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*(5), 1–13. https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00279

Honkanen, R., Rouhinen, S., Wang, S. H., Palva, J. M. & Palva, S. (2015). Gamma oscillations underlie the maintenance of feature-specific information and the contents of visual working memory. *Cerebral Cortex*, *25*(10), 3788–3801. https://doi.org/10.1093/cercor/bhu263

Howard, M. W., Rizzuto, D. S., Caplan, J. B., Madsen, J. R., Lisman, J., Aschenbrenner-Scheibe, R., Schulze-Bonhage, A. & Kahana, M. J. (2003). Gamma Oscillations Correlate with Working Memory Load in Humans. *Cerebral Cortex*, *13*(12), 1369–1374. https://doi.org/10.1093/cercor/bhg084

Hoy, K. E., Bailey, N., Arnold, S., Windsor, K., John, J., Daskalakis, Z. J. & Fitzgerald, P. B. (2015). The effect of γ-tACS on working memory performance in healthy controls. *Brain and Cognition*, *101*, 51–56. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2015.11.002

Hsu, T. Y., Tseng, P., Liang, W. K., Cheng, S. K. & Juan, C. H. (2014). Transcranial direct current stimulation over right posterior parietal cortex changes prestimulus alpha oscillation in visual short-term memory task. *NeuroImage*, *98*, 306–313. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.04.069

Jaušovec, N. & Jaušovec, K. (2014). Increasing working memory capacity with theta transcranial alternating current stimulation (tACS). *Biological Psychology*, *96*(1), 42–47. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.11.006

Jaušovec, N., Jaušovec, K. & Pahor, A. (2014). The influence of theta transcranial alternating current stimulation (tACS) on working memory storage and processing functions. *Acta Psychologica*, *146*(1), 1–6. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2013.11.011

Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J. & Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the alpha band (9-12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, *12*(8), 877–882. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12122036

Jensen, O., Kaiser, J. & Lachaux, J. P. (2007). Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends in Neurosciences*, *30*(7), 317–324. https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.05.001

Jensen, O. & Tesche, C. D. (2002). Short communication Frontal theta activity in human increases with memory load in a working memory task. *European Journal of Neuroscience*, *15*(8), 1395–1399. https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2002.01975.x

Jokisch, D. & Jensen, O. (2007). Modulation of Gamma and Alpha Activity during a Working Memory Task Engaging the Dorsal or Ventral Stream. *Journal of Neuroscience*, *27*(12), 3244–3251. https://doi.org/10.1523/jneurosci.5399-06.2007

Klimesch, W., Sauseng, P. & Gerloff, C. (2003). Enhancing cognitive performance with repetitive transcranial magnetic stimulation at human individual alpha frequency. *European Journal of Neuroscience*, *17*(5), 1129–1133. https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02517.x

Klimesch, W., Sauseng, P. & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, *53*(1), 63–88. https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.06.003

Kopp, F., Schröger, E. & Lipka, S. (2006). Synchronized brain activity during rehearsal and short-term memory disruption by irrelevant speech is affected by recall mode. *International Journal of Psychophysiology*, *61*(2), 188–203. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.10.001

Lakatos, P., Gross, J. & Thut, G. (2019). A New Unifying Account of the Roles of Neuronal Entrainment. *Current Biology*, *29*(18), R890–R905. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.07.075

Li, S., Jin, J. N., Wang, X., Qi, H. Z., Liu, Z. P. & Yin, T. (2017). Theta and alpha oscillations during the retention period of working memory by rTMS stimulating the parietal lobe. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *11*(9), 1–12. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2017.00170

Liang, T., Hu, Z. & Liu, Q. (2017). Frontal theta activity supports detecting mismatched information in visual working memory. *Frontiers in Psychology*, *8*(10), 1–8. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01821

Lisman, J. E. & Jensen, O. (2013). The Theta-Gamma Neural Code. *Neuron*, *77*(6), 1002–1016.

https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.03.007
Lundqvist, M., Herman, P. & Lansner, A. (2011). Theta and gamma power increases and alpha/beta power decreases with memory load in an attractor network model. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *23*(10), 3008–3020. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00029
Miller, E. K., Lundqvist, M. & Bastos, A. M. (2018). Working Memory 2.0. *Neuron*, *100*(2), 463–475. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.09.023
Milner, P. M. (1974). A model for visual shape recognition. *Psychological Review*, *81*(6), 521–535. https://doi.org/10.1037/h0037149
Pahor, A. & Jaušovec, N. (2018). The effects of theta and gamma tacs on working memory and electrophysiology. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*(1), 1–16. https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00651
Palva, J. Matias Palvaa, Monto, S., Kulashekhar, S. & Palva, S. (2010). Neuronal synchrony reveals working memory networks and predicts individual memory capacity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(16), 7580–7585. https://doi.org/10.1073/pnas.0913113107
Palva, S. & Palva, J. M. (2011). Functional roles of alpha-band phase synchronization in local and large-scale cortical networks. *Frontiers in Psychology*, *2*(9), 1–15. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00204
Payne, L. & Kounios, J. (2009). Coherent oscillatory networks supporting short-term memory retention. *Brain Research*, *1247*, 126–132. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.09.095
Polanía, R., Nitsche, M. A., Korman, C., Batsikadze, G. & Paulus, W. (2012). The importance of timing in segregated theta phase-coupling for cognitive performance. *Current Biology*, *22*(14), 1314–1318. https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.05.021
Proskovec, A. L., Wiesman, A. I., Heinrichs-Graham, E. & Wilson, T. W. (2018). Beta Oscillatory Dynamics in the Prefrontal and Superior Temporal Cortices Predict Spatial Working Memory Performance. *Scientific Reports*, *8*(1), 1–13. https://doi.org/10.1038/s41598-018-26863-x
Reinhart, R. M. G. & Nguyen, J. A. (2019). Working memory revived in older adults by synchronizing rhythmic brain circuits. *Nature Neuroscience*, *22*(5), 820–827. https://doi.org/10.1038/s41593-019-0371-x
Riddle, J., Scimeca, J. M., Cellier, D., Dhanani, S. & D'Esposito, M. (2020). Causal Evidence for a Role of Theta and Alpha Oscillations in the Control of Working Memory. *Current Biology*, *30*(9), 1748-1754.e4. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.065
Rihs, T. A., Michel, C. M. & Thut, G. (2007). Mechanisms of selective inhibition in visual spatial attention are indexed by α-band EEG synchronization. *European Journal of Neuroscience*, *25*(2), 603–610. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05278.x
Röhner, F., Breitling, C., Rufener, K. S., Heinze, H.-J., Hinrichs, H., Krauel, K. & Sweeney-Reed, C. M. (2018). Modulation of Working Memory Using Transcranial Electrical Stimulation: A Direct Comparison Between TACS and TDCS. *Frontiers in Neuroscience*, *12*(10), 1–10. https://doi.org/10.3389/fnins.2018.00761
Roux, F. & Uhlhaas, P. J. (2014). Working memory and neural oscillations: Alpha-gamma versus theta-gamma codes for distinct WM information? *Trends in Cognitive Sciences*, *18*(1), 16–25. https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.10.010
Rutishauser, U., Ross, I. B., Mamelak, A. N. & Schuman, E. M. (2010). Human memory strength is predicted by theta-frequency phase-locking of single neurons. *Nature*, *464*(7290), 903–907. https://doi.org/10.1038/nature08860
Sack, A. T., Kadosh, R. C., Schuhmann, T., Moerel, M., Walsh, V. & Goebel, R. (2008). Optimizing Functional Accuracy of TMS in Cognitive Studies : A Comparison of Methods. *Journal of Cognitive Neuroscience, 21*(2), 207–221. https://doi.org/doi:10.1162/jocn.2009.21126
Santarnecchi, E., Muller, T., Rossi, S., Sarkar, A., Polizzotto, N. R., Rossi, A. & Cohen Kadosh, R. (2016). Individual differences and specificity of prefrontal gamma frequency-tACS on fluid intelligence capabilities. *Cortex*, *75*, 33–43. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.11.003
Sauseng, P., Griesmayr, B., Freunberger, R. & Klimesch, W. (2010). Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*(7), 1015–1022. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.12.006
Sauseng, P., Klimesch, W., Doppelmayr, M., Pecherstorfer, T., Freunberger, R. & Hanslmayr, S. (2005). EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Human Brain Mapping*, *26*(2), 148–155. https://doi.org/10.1002/hbm.20150
Sauseng, P., Klimesch, W., Heise, K. F., Gruber, W. R., Holz, E., Karim, A. A., Glennon, M., Gerloff, C., Birbaumer, N. & Hummel, F. C. (2009). Brain Oscillatory Substrates of Visual Short-Term Memory Capacity. *Current Biology*, *19*(21), 1846–1852. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.062

Sauseng, P., Tschentscher, N. & Biel, A. L. (2019). Be Prepared: Tune to FM-Theta for Cognitive Control. *Trends in Neurosciences*, *42*(5), 307–309. https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.02.006
Siebenhühner, F., Wang, S. H., Palva, J. M. & Palva, S. (2016). Cross-frequency synchronization connects networks of fast and slow oscillations during visual working memory maintenance. *ELife*, *5*(9), 15–30. https://doi.org/10.7554/eLife.13451
Silvanto, J. & Soto, D. (2012). Causal evidence for subliminal percept-to-memory interference in early visual cortex. *NeuroImage*, *59*(1), 840–845. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.07.062
Sligte, I. G., Wokke, M. E., Tesselaar, J. P., Steven Scholte, H. & Lamme, V. A. F. (2011). Magnetic stimulation of the dorsolateral prefrontal cortex dissociates fragile visual short-term memory from visual working memory. *Neuropsychologia*, *49*(6), 1578–1588. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.12.010
Spaak, E., de Lange, F. P. & Jensen, O. (2014). Local entrainment of alpha oscillations by visual stimuli causes cyclic modulation of perception. *Journal of Neuroscience*, *34*(10), 3536–3544. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4385-13.2014
Stephen M. Emrich, Jeffrey S. Johnson, David W. Sutterer, and B. R. P. (2017). Comparing the Effects of 10-Hz Repetitive TMS on Tasks of Visual STM and Attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *29*(2), 286–297. https://doi.org/10.1162/jocn
These, M. & Thus, V. (2004). Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex ´. *Nature*, *166*(2003), 751–754. https://doi.org/10.1038/nature02466
Thut, G., Veniero, D., Romei, V., Miniussi, C., Schyns, P. & Gross, J. (2011). Rhythmic TMS causes local entrainment of natural oscillatory signatures. *Current Biology*, *21*(14), 1176–1185. https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.05.049
Todd, J. J. & Marois, R. (2005). Posterior parietal cortex activity predicts individual differences in visual short-term memory capacity. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, *5*(2), 144–155. https://doi.org/10.3758/CABN.5.2.144
Tseng, P., Chang, Y. T., Chang, C. F., Liang, W. K. & Juan, C. H. (2016). The critical role of phase difference in gamma oscillation within the temporoparietal network for binding visual working memory. *Scientific Reports*, *6*(3), 1–15. https://doi.org/10.1038/srep32138
Tseng, P., Iu, K. C. & Juan, C. H. (2018). The critical role of phase difference in theta oscillation between bilateral parietal cortices for visuospatial working memory. *Scientific Reports*, *8*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-017-18449-w
Tzvi, E., Bauhaus, L. J., Kessler, T. U., Liebrand, M., Wöstmann, M. & Krämer, U. M. (2018). Alpha-gamma phase amplitude coupling subserves information transfer during perceptual sequence learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, *149*(2), 107–117. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2018.02.019
Van Dijk, H., Van Der Werf, J., Mazaheri, A., Medendorp, W. P. & Jensen, O. (2010). Modulations in oscillatory activity with amplitude asymmetry can produce cognitively relevant event-related responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(2), 900–905. https://doi.org/10.1073/pnas.0908821107
Violante, I. R., Li, L. M., Carmichael, D. W., Lorenz, R., Leech, R., Hampshire, A., Rothwell, J. C. & Sharp, D. J. (2017). Externally induced frontoparietal synchronization modulates network dynamics and enhances working memory performance. *ELife*, *6*, 1–22. https://doi.org/10.7554/eLife.22001
Voss, U., Holzmann, R., Hobson, A., Paulus, W., Koppehele-Gossel, J., Klimke, A. & Nitsche, M. A. (2014). Induction of self awareness in dreams through frontal low current stimulation of gamma activity. *Nature Neuroscience*, *17*(6), 810–812. https://doi.org/10.1038/nn.3719
Vosskuhl, J., Huster, R. J. & Herrmann, C. S. (2015). Increase in short-term memory capacity induced by down-regulating individual theta frequency via transcranial alternating current stimulation. *Frontiers in Human Neuroscience*, *9*(5), 1–10. https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00257
Vosskuhl, J., Strüber, D. & Herrmann, C. S. (2018). Non-invasive Brain Stimulation: A Paradigm Shift in Understanding Brain Oscillations. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*(5), 1–19. https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00211
Watrous, A. J., Tandon, N., Conner, C. R., Pieters, T. & Ekstrom, A. D. (2013). Frequency-specific network connectivity increases underlie accurate spatiotemporal memory retrieval. *Nature Neuroscience*, *16*(3), 349–356. https://doi.org/10.1038/nn.3315
Winocur, G. & Moscovitch, M. (2011). Memory transformation and systems consolidation. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *17*(5), 766–780. https://doi.org/10.1017/S1355617711000683
Witkowski, M., Garcia-Cossio, E., Chander, B. S., Braun, C., Birbaumer, N., Robinson, S. E. & Soekadar, S. R. (2016). Mapping entrained brain oscillations during transcranial alternating

current stimulation (tACS). *NeuroImage*, *140*, 89–98. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.10.024

Wolinski, N., Cooper, N. R., Sauseng, P. & Romei, V. (2018). The speed of parietal theta frequency drives visuospatial working memory capacity. *PLoS Biology*, *16*(3), 1–17. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005348

Xu, Y. & Chun, M. M. (2006). Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. *Nature*, *440*(7080), 91–95. https://doi.org/10.1038/nature04262

Modulating working memory related-oscillation via entrainment of neural oscillation

WANG Xinlin, QIU Xiaoyue, WENG Xuchu, YANG Ping

(Institute for Brain Research and Rehabilitation, South China Normal University; Guangdong Key Laboratory of Mental Health and Cognitive Science; Center for Studies of Psychological Application; Key Laboratory of Brain, Cognition and Education Sciences, Ministry of Education; Guangzhou 510631, China)

Abstract: The study of the neural oscillation mechanism of working memory (WM) is one of the current research hotspots in the field of memory. However, it is yet not clear whether neural oscillations are only a concomitant phenomenon in the WM process, or if they are directly involved in and can help regulating the WM processing. Several studies have found that brain neural oscillatory activity could be driven by external rhythmic stimuli and gradually synchronizes with the phase of external rhythmic stimuli via a phenomenon known as "neural oscillatory entrainment". Based on this, a lot of Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation (rTMS) and transcranial Alternating Current Stimulation (tACS) intervention studies conducted by modulating neural oscillatory activity in specific frequency bands, phase–amplitude synchronization and phase synchronization between brain regions provided more direct causal evidence of the relationship between neural oscillatory activity and working memory processing. Future studies may look into modulating multiple brain nodes underlying WM by a network approach via rTMS/tACS. Besides, to improve the effectiveness and repeatability of rTMS/tACS intervention, new research in the field should also clarify how to effectively apply rTMS/tACS intervention, supplemented with objective EEG recording to monitor the neural oscillation entrainment.

Key words: working memory, oscillation entrainment, rTMS, tACS